cinq unités logarithmiques a été déterminé: $\Delta I/I = 0{,}135$ à la plus haute, 0,603 à la plus basse intensité.

LITERATUR

ANDERSON, A. 1972. *The ability of honey bees to generalize visual stimuli.* Proc. Symp. *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods.* Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 207-212.

CRUSE, H. 1972. *A qualitative model for pattern discrimination in the honeybee.* Proc. Symp. *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods.* Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 201-206.

FERMI, G. und W. REICHARDT. 1963. *Optomotorische Reaktionen der Fliege Musca domestica.* Kybernetik 2: 15-28.

JACOBS-JESSEN, U. F. 1959. *Zur Orientierung der Hummeln und einiger anderer Hymenopteren.* Z. vergl. Physiol. 41: 597-641.

HELVERSEN, O. von. 1971. *Zur spektralen Unterschiedsempfindlichkeit der Honigbiene.* Dissertation der Naturwiss. Fakultät der Universität Freiburg i. Br.

KUNZE, P. 1961. *Untersuchungen des Bewegungssehens fixiert fliegender Bienen.* Z. vergl. Physiol. 44: 656-684.

SCHNETTER, B. 1972. *Training experiments in pattern recognition in bees.* Proc. Symp. *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods.* Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 195-200.

WEHNER, R. 1972. *Pattern modulation and pattern detection in the visual systems of Hymenoptera.* Proc. Symp. *Information Processing in the Visual Systems of Arthropods.* Berlin, Heidelberg, New York (Springer): 183-194.

WOLF, E. 1933. *The visual intensity discrimination of the honey bee.* J. gen. Physiol. 16: 407-422.

N° 45. **C. Loumont** et **H. R. Kobel.** — Phénotypes matroclines des hybrides réciproques entre *Xenopus fraseri* (Boulenger) et *Xenopus muelleri* (Peters). (Avec 6 figures)

Station de Zoologie expérimentale et Laboratoire de Génétique animale et végétale, Université de Genève.

L'hybridation interspécifique offre non seulement la possibilité de démontrer le degré de similarité génétique entre espèces, mais concerne aussi bien les problèmes de régulation génétique. Outre les cas où on retrouve chez l'hybride interspécifique viable, tous les caractères morphologiques et moléculaires typiques des espèces parentales, prouvant l'activité génétique des deux génomes, il existe

de multiples exemples montrant exclusivement la présence de certainsenzymes, soit paternels, soit maternels, ce qui semble indiquer une activation préférentielle d'allèles provenant de l'un ou l'autre des parents. (OHNO, 1969; JOHNSON et al., 1971; WRIGHT et al., 1971; WHITT et al., 1972).

Sur le plan morphologique, l'expression préférentielle de phènes caractéristiques de l'une des deux espèces parentales est généralement liée à une dominance qui s'observe par la manifestation de tels caractères particuliers chez les deux hybrides réciproques. Moins nombreux, quoique bien connus, sont les exemples d'une divergence marquée entre les hybrides réciproques. Les deux combinaisons réciproques entre *X. fraseri* et *X. muelleri* que nous avons réalisées, montrent des effets maternels prononcés. Ce cas nous semble particulièrement intéressant pour de nombreuses possibilités d'analyses expérimentales réalisables chez les batraciens.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les animaux des espèces parentales proviennent directement d'Afrique: *X. fraseri* de Foulassi (Cameroun), *X. muelleri* de Ifakara (Tanzanie). L'accouplement hétérospécifique n'étant qu'exceptionnellement réalisable, les hybrides réciproques ont été obtenus par fécondation artificielle en modifiant la technique de Blackler (1970). Pour déclencher la ponte, les femelles *X. fraseri* et *X. muelleri* reçoivent respectivement 70 U.I. et 200 U.I. de Pregnyl (Organon) en deux injections intramusculaires. Les œufs pondus au sec sont fécondés en les touchant avec des tranches de testicules de mâles préalablement conditionnés par l'administration d'hormones gonadotropes. Le développement se fait dans l'eau déchlorée. Le taux d'œufs ainsi fécondés est supérieur à celui obtenu avec des œufs fraîchement pondus dans l'eau, puis fécondés aussi artificiellement ou avec une suspension de spermatozoïdes. De plus, cette méthode de fécondation artificielle offre la possibilité de recevoir, simultanément, à partir du même testicule, un grand nombre d'embryons témoins de l'espèce paternelle.

RÉSULTATS

Dans les deux croisements interspécifiques le taux de fécondation d'environ 5%, déterminé au stade 13/15 (NIEUWKOOP and FABER, 1967), est très faible. En comparaison, les croisements intraspécifiques ont donné 40% et 70% d'embryons pour *X. fraseri* et *X. muelleri* respectivement. Seulement 20 à 30% des hybrides parviennent au stade adulte. La létalité intervient surtout à l'éclosion. Bien que le succès de reproduction soit très variable, attribué dans nos expériences à la qualité des œufs pondus (MIKAMO, 1961), ce résultat semble nous indiquer l'exis-

tance d'une forte incompatibilité entre les deux espèces de *Xenopus* concernant le mécanisme de fécondation.

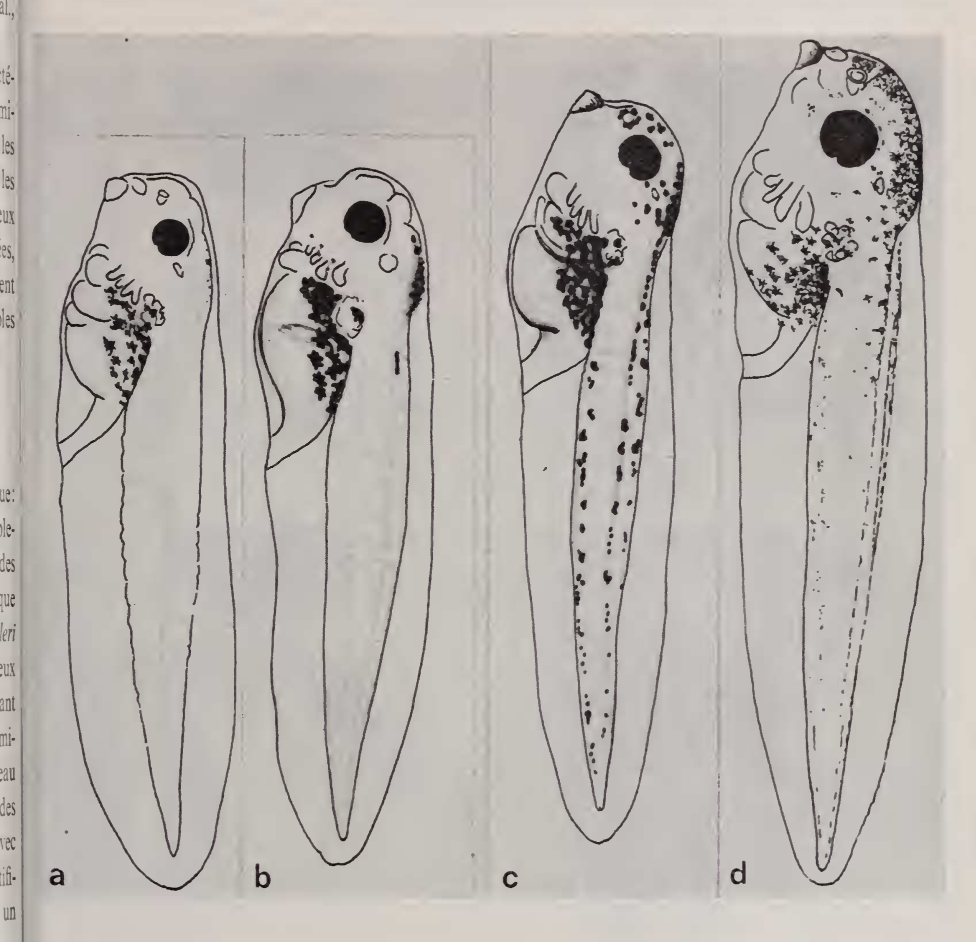


FIG. 1.

Têtards (stade 42) de *X. fraseri* et *X. muelleri* et de leurs hybrides réciproques. Répartition des ménalophores: *a)* M × M; *b)* M × F; *c)* F × M; *d)* F × F. Grossissement × 18.

A) PHÉNOTYPES DES EMBRYONS ET DES TÊTARDS (voir Tab. I).

Parmi les caractères morphologiques distinctifs, trois montrent une expression entièrement matrocline. (fig. 1 et 2).

1) Stade d'apparition des premiers mélanophores sur la queue: Pour les croisements avec ♀ *X. muelleri* st. 43, pour les croisements avec ♀ *X. fraseri* st. 39.

2) Répartition des mélanophores sur le têtard au stade 42: Pour les croisements avec ♀ *X. muelleri*, peu sur la tête et aucun sur la queue; pour les croisements avec ♀ *X. fraseri*, nombreux sur la tête et plusieurs sur la queue.

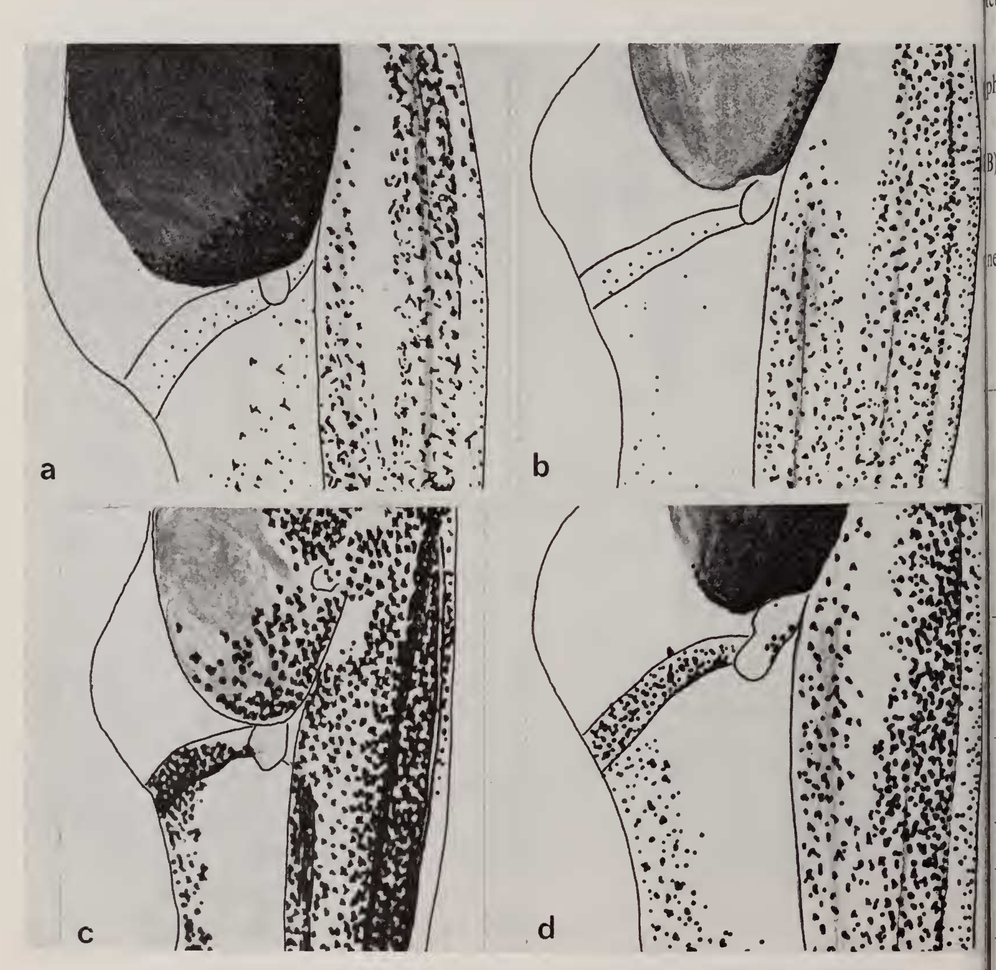


FIG. 2.

Répartition des mélanophores sur le tube anal au stade 50/52.
a) M × M (st. 50); *b)* M × F (st. 50); *c)* F × F (st. 51). *d)* ; F × M (st. 52)
Grossissement × 9.

3) Stade où les mélanophores couvrent tout le tube anal: Pour les croisements avec ♀ *X. muelleri* st. 53; pour les croisements avec ♀ *X. fraseri*, st. 50.

Quatre autres caractères montrent une forte influence maternelle:

4) Stade de disparition de la couleur de la ventouse,

5) Stade d'apparition des premiers mélanophores sur le tube anal,

6) Stade de disparition des deux plages sans mélanophores, face dorsale du têtard,

7) Stade où la mœlle épinière devient invisible par migration des mélanophores, face dorsale du têtard.

B) Phénotype des jeunes métamorphosés (voir Tab. I).

Les jeunes métamorphosés de *X. fraseri* et de *X. muelleri* se distinguent nettement.

a) Métamorphosés de mère *X. muelleri* (fig. 3 *a*, *b*)

— De couleur quelconque jaune verdâtre, ce sont les plus gros et les plus robustes des métamorphosés.

Tableau I

Caractères distinctifs des têtards et des jeunes métamorphosés

Caractères	Croisements [1]			
	M♀ × M♂	M♀ × F♂	F♀ × M♂	F♀ × F♂
Disparition de la couleur de ventouse	st. 39	st. 39	st. 39/45	st. 42/47
1ers mélanophores sur la queue .	st. 43	st. 43	st. 39	st. 39
1ers mélanophores sur le tube anal	st. 50	st. 50	st. 48	st. 45
Tube anal couvert de mélanophores	st. 53	st. 53	st. 50	st. 50
Disparition plages sans mélanophores	st. 61	st. 60	st. 54	st. 50
Taches dorsales du métamorphosé	fig. 3 *a*, *b*	type M	type F+(M)	fig. 3 *c*, *d*
Taches sur membres du métamorphosé	fig. 3 *a*, *b*	type M	type F+M	fig. 3 *c*, *d*
4e ongle.	—	—	+	+

[1] M = *Xenopus muelleri*, F = *X. fraseri*.

— Les membres portent de nombreuses taches foncées; le dos est parsemé de 7 à 12 taches arrondies.
— Le préhallux est proéminent et ne porte pas d'ongles.

Tous ces caractères s'expriment aussi bien chez l'hybride que chez *X. muelleri*

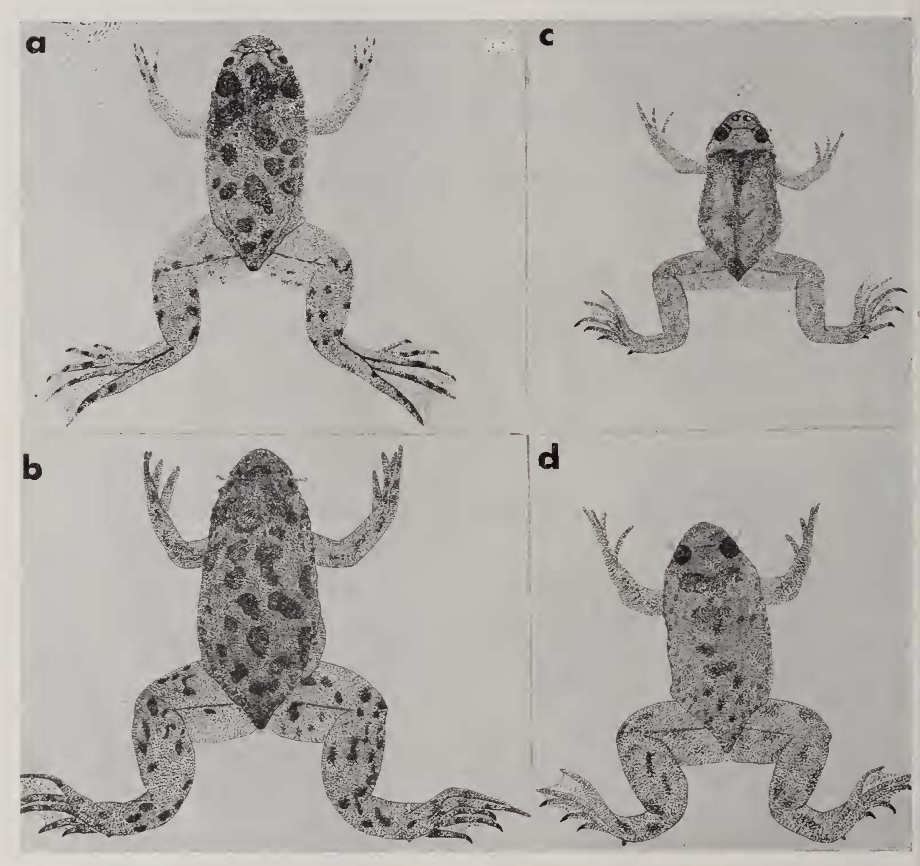


Fig. 3.

Les jeunes métamorphosés.
a) M × M; *b)* M × F; *c)* F × F; *d)* F × M.
Grossissement × 1,3.

b) Métamorphosés de mère *X. fraseri* (fig. c, d)

— Ils sont délicats, de couleur généralement ocre ou rosée, surtout sur les côtés de l'abdomen. Il en est de même pour l'hybride.
— Une tache transversale en arrière des yeux est toujours visible, même chez l'hybride. Souvent une longue tache longitudinale ou 2 à 3 petites taches sont visibles sur le dos. L'hybride par contre, montre 5 à 7 petites taches, soit F+(M); voir Tableau I.

— Il n'y a pas de tache sur les membres *X. fraseri*; mais l'hybride en montre quelques unes, soit F+M; voir Tableau I.
— Chez cette espèce, un ongle corné recouvre le préhallux. Ce 4[e] ongle est présent aussi chez l'hybride.

C) Phénotype des adultes (voir Tab. II).

En raison de la possibilité de changement de la couleur et du dessin, due à l'illumination, les animaux ont été observés dans des conditions d'éclairage identiques.

Tableau II

Caractères distinctifs des adultes de X. fraseri, X. muelleri *et de leurs hybrides réciproques*

Caractères		Croisements			
		M♀ × M♂	M♀ × F♂	F♀ × M♂	F♀ × F♂
Coloration générale sombre		+	+	—	—
Taches dorsales		fig. 4 *a, c*	type M	type (F)	fig. 5 *a, c*
Taches sur membres		fig. 4 *a, c*	type M	type F+M	fig. 5 *a, c*
Taches sur cuisses et ventre		+	+	—	—
Cuisses jaunes		+	+	—	—
Mélanophores sur les tentacules		+	+	—	—
Mélanophores sur les palmes		+++	+++	(+)	(+)
Œil saillant		+	+	+	—
Longueur tentacules	*a*	0,24	0,30	0,24	0,17
Diamètre de l'iris	*b*	2,6	2,9	2,4	2,2
	c	3,9	4,2	3,4	3,1
Longueur des bras	*d*	1	1,1	1	0,8
	e	3	3	3	2,2
Longueur des jambes	*f*	2	2,4	2,4	1,7
	g	6	6,7	6,5	5

a) Longueur des tentacules/longueur totale
b) Diamètre de l'iris/distance entre pupilles
c) Diamètre de l'iris/distance entre orbites
d) Longueur des doigts/distance entre pupilles
e) Longueur des bras/distance entre pupilles
f) Longueur des orteils/distance entre pupilles
g) Longueur des jambes/distance entre pupilles.

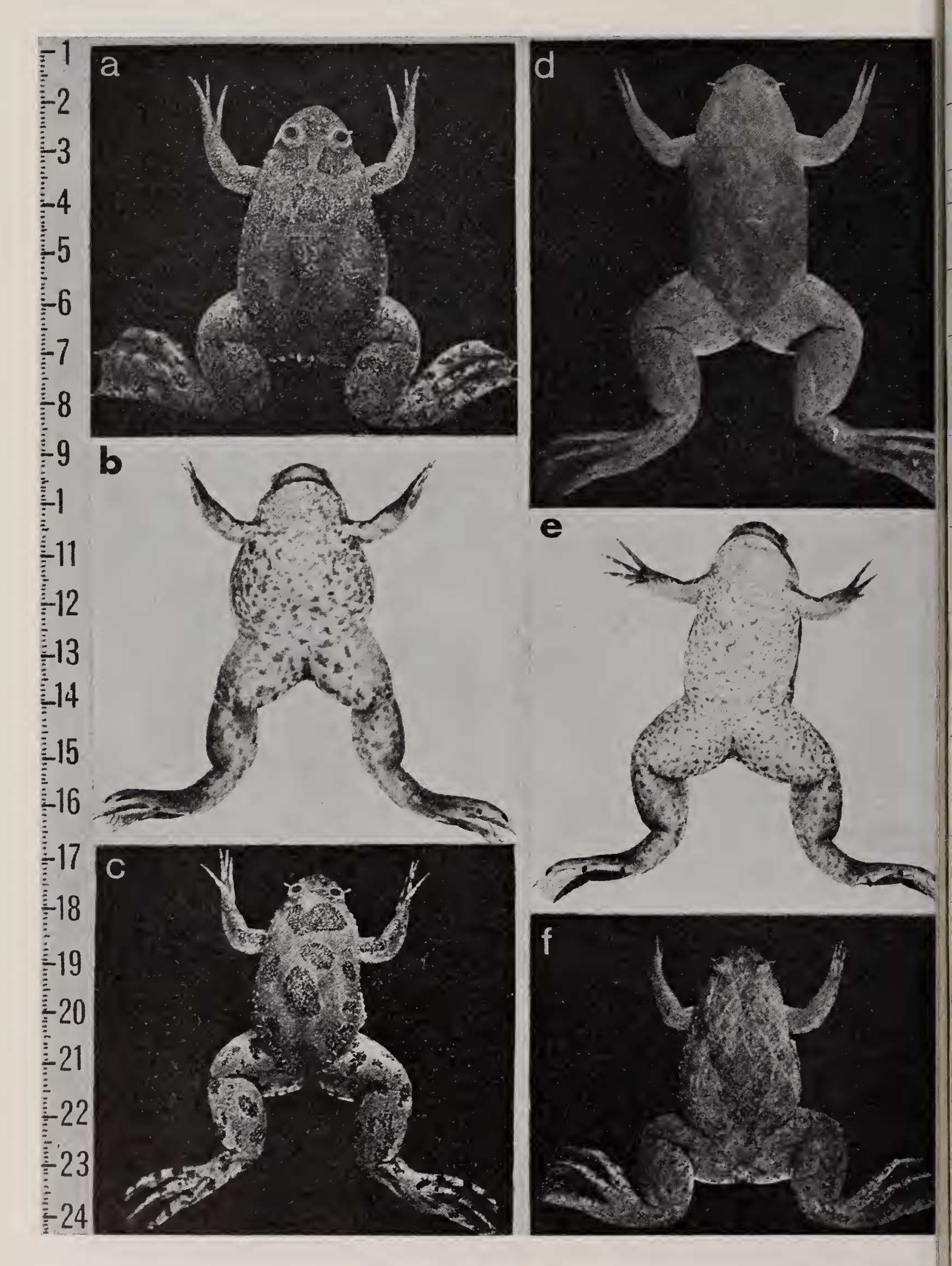


FIG. 4.

Les adultes *X. muelleri* et leurs hybrides avec ♂ *X. fraseri*:
a) et *b)* femelle *X. muelleri* dorsal et ventral; *c)* mâle *X. muelleri* dorsal;
d) et *e)* femelle hybride. M × F; *f)* mâle hybride.

a) Les adultes de mère *X. muelleri* (fig. 4 *a*, *b*, *c* et *d*, *e*, *f*)

— Gris argile ou vert, *X. muelleri* a une coloration moyenne souvent très sombre (surtout les jeunes adultes). Les hybrides sont aussi vert sombres.
— La ligne de la tête n'est pas brisée et le museau a une belle forme arrondie.
— Les yeux sont larges, surtout globuleux car très en saillie hors de la tête; l'iris, couverte de guanophores est dorée (fig. 6 *a*, *b*).
— Sur le dos, les 5 à 8 taches rondes sont à peine visibles chez nos *X. muelleri* importés d'Afrique, mais très nettes chez les adultes élevés au laboratoire.
— Les membres sont couverts de larges taches; les phalanges sont très longues, et le 5e orteil est large et robuste. La palme qui relie les phalanges est épaisse, jaunâtre et ses mélanophores, larges, sont nombreux et réunis en amas.
— Les tentacules sous-oculaires sont couverts de mélanophores (fig. 6 *e*, *f*.).

Tous ces phénes sont également présents chez les hybrides.

— *X. muelleri* montre des cuisses jaunes toujours tachetées et un ventre blanc souvent tacheté. Le phénotype de l'hybride est semblable; son ventre est toujours tacheté.

b) Les adultes de mère *X. fraseri* (fig. 5 *a*, *b*, *c*, et *d*, *e*)

— Gris-brun, *X. fraseri* a une coloration claire ou moyenne mais jamais très sombre. Les hybrides sont gris verdâtres, toujours clairs. En arrière de l'œil, la ligne de la tête est brisée et forme un angle obtus, chez *X. fraseri* et l'hybride.
— Les yeux sont petits, en relief, mais bien enchâssés dans la tête (fig. 6 *c*, *d*.). L'œil de l'hybride présente ces caractères mais est plus globuleux.
— La tache transversale en arrière des yeux s'estompe ou non chez les *X. fraseri* adultes; elle a disparu chez tous les hybrides. Leurs 3 à 5 taches à peine visibles sont éparses sur leurs dos, situation symbolisée par (F) dans le Tableau II.
— Les membres de *X. fraseri* portent de fines taches vermiculées. De même chez l'hybride, mais il présente en plus quelques larges taches de type paternel, d'où F+M.
— Les phalanges des 5 orteils sont plutôt minces et de longueur plus petite que chez *X. muelleri*; la palme qui les relie est fine et couverte de petits mélanophores peu nombreux.
— Le ventre et les cuisses sont immaculés chez *X. fraseri* et l'hybride.
— Notons encore l'absence de mélanophores sur les tentacules sous-occulaires (fig. 6 *g*, *h*) et la présence d'un 4e ongle corné.

De tous ces caractères distinctifs, certains sont plus responsables de l'impression générale que donne le phénotype: la forme du corps, la pigmentation générale

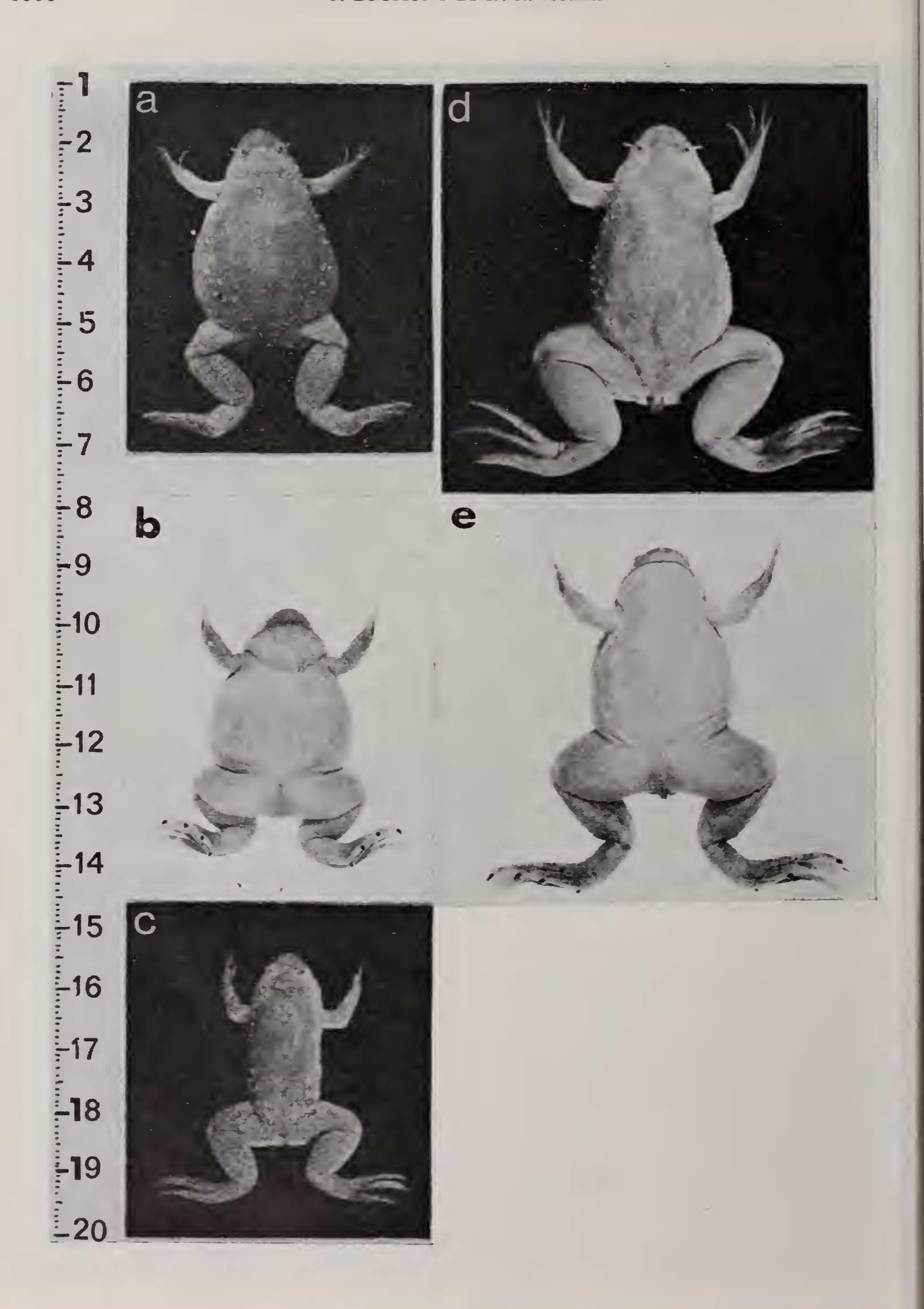


FIG. 5.

Les adultes *X. fraseri* et leurs hybrides avec ♂ *X. muelleri*.
a) et *b)* femelle *X. fraseri*, dorsal et ventral; *c)* mâle *X. fraseri* dorsal;
d) et *e)* femelle hybride F × M.

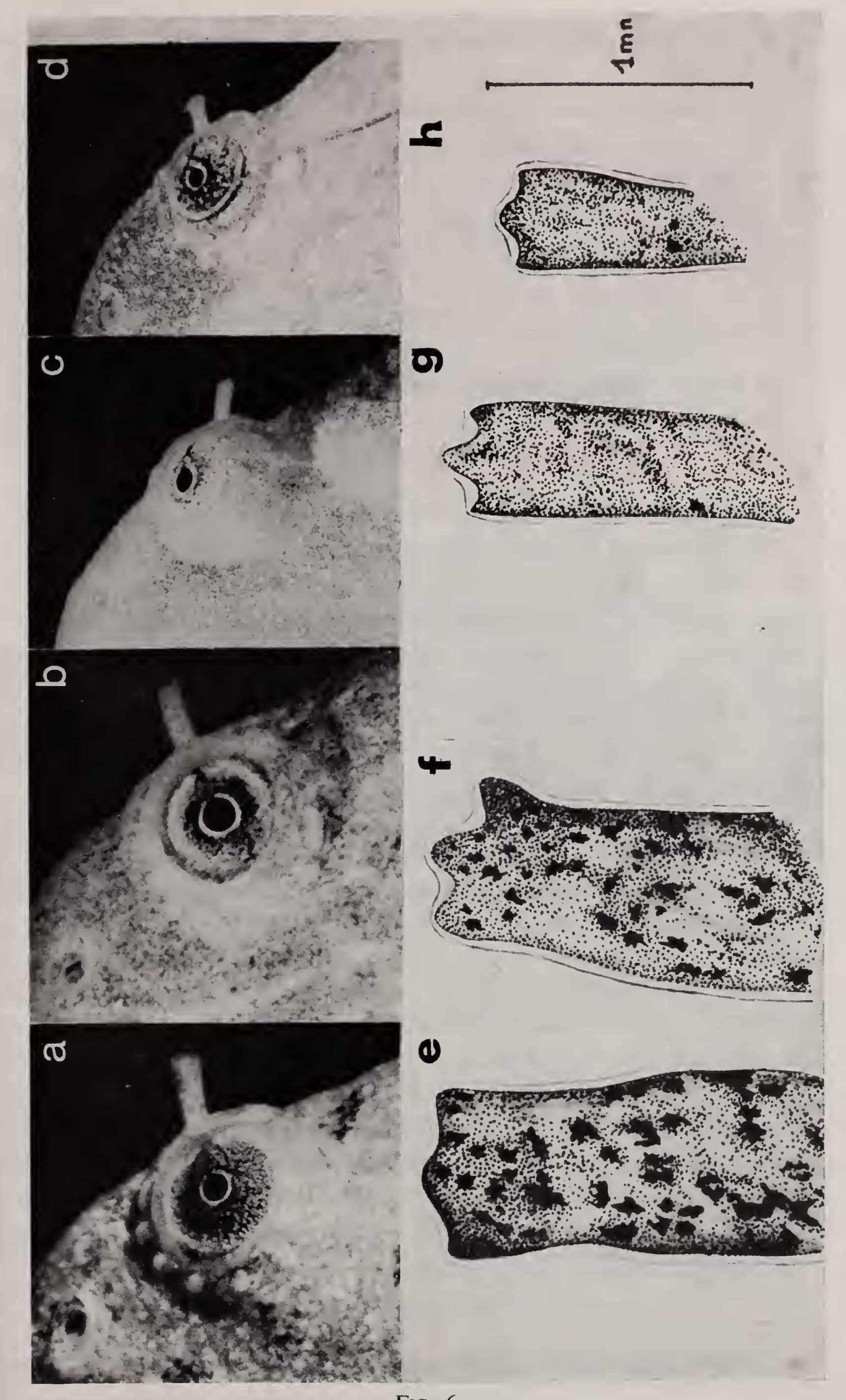


Fig. 6.

Les yeux et les tentacules sous-oculaires.
a) et *e)* M × M; *b)* et *f)* M × F; *c)* et *g)* F × M; *d)* et *h)* F× F.
Grossissement × 7.

sombre ou claire et la netteté des taches dorsales et ventrales, ainsi que l'aspec[t] globuleux des yeux.

Pourtant à première vue, les hybrides F ♀ × M ♂ sont moins semblables à *X. fraseri* que ne le sont les hybrides M ♀ × F ♂ par rapport à *X. muelleri*. En effet, les hybrides F ♀ × M ♂ présentent pour plusieurs caractères un mélange des caractères parentaux, chez les adultes comme chez les têtards et les jeunes métamorphosés. Au contraire, les hybrides M ♀ × F ♂ sont très semblables à *X. muelleri*.

Quant aux proportions, on remarque chez les hybrides des indices intermédiaires ou même des signes de luxuriance, particulièrement en ce qui concerne la longueur des tentacules et des extrémités postérieures.

Discussion

Cet exemple de ressemblance étroite avec le phénotype morphologique de l'espèce maternelle, chez l'hybride réciproque entre *X. fraseri* et *X. muelleri*, fait jaillir une fois de plus les problèmes de régulation génétique. Etant donné que les mécanismes génétiques de la morphogenèse restent encore obscurs, on pourrait tenter d'expliquer ces effets maternels par analogie avec des cas d'activité enzymatique exclusivement matrocline (Castro-Sierra et Ohno, 1968). Même là, il est inconnu à quel niveau (transcription, traduction ou fonctionnement) et par quel mécanisme (gènes régulateurs, spécificité du répresseur ou de l'activateur, compétition, etc.) la répression ou la non-activation interviennent.

Parmi les quelques caractères morphologiques d'une expression purement matrocline décrits dans ce travail, l'apparition de mélanophores en diverses parties du têtard se prête à de futures analyses par des méthodes de l'embryologie expérimentale classique et de la transplantation nucléaire, entre autre.

La formation d'ongles sur le préhallux, dominante dans tous les croisements interspécifiques, soit à partir des femelles ou des mâles *X. fraseri* avec plusieurs autres espèces de *Xenopus*, n'est supprimée que chez les hybrides de mère *X. muelleri*, malgré le préhallux très proeminent de cette espèce. Par contre, le préhallux étant peu développé chez les sous-espèces de *X. laevis*, leurs hybrides avec *X. fraseri* montrent néanmoins des préhallux armés d'ongles. Il est difficilement imaginable, que de tels caractères, dont la formation n'intervient qu'après la métamorphose, soient soumis à une prédétermination: vraisemblablement leur expression est réglée au cours de l'ontogénie et dépend d'informations génétiques zygotiques.

Remerciements

Nous tenons à remercier le professeur M. Fischberg pour l'intérêt soutenu qu'il a porté à ce travail et M. P. Grutter pour le travail photographique.

ZUSAMMENFASSUNG

Die reziproken Bastarde zwischen *X. fraseri* und *X. muelleri* zeigen eine ausgeprägte matrokline Merkmalsausbildung für mehrere embryonallarval, juvenile und adulte Eigenschaften, wie: Erscheinen der ersten Melanophoren in verschiedenen Arealen, Grundfärbung und Fleckenmuster, Grösse und Form der Augen. In den Körperproportionen sind die Bastarde eher intermediär, oder lassen Anzeichen von Luxurieren erkennen (subokulare Tentakel, hintere Extremitäten). Auffallend ist das Fehlen der Prähalluxkralle bei den Bastarden *X. muelleri* × *X. fraseri*. Diese Struktur ist typisch für *X. fraseri* und erweist sich als dominantes Merkmal in Bastardkombinationen mit anderen *Xenopus*-Arten, welche ebenfalls keine solche vierte Kralle haben.

SUMMARY

Reciprocal hybrids between *X. fraseri* and *X. muelleri* show a strongly marked matrocline expression of several characters, e.g., time of apparition of melanophores on various body parts, ground-colour, pigment pattern, size and shape of the eyes. On the other hand, the hybrids tend to be intermediate in certain characters of body proportion, or may even show signs of luxuriance, like in the length of the subocular tentacle and of posterior extremities. A striking feature is the absence of the fourth claw on the prehallux in the hybrid combination *X. muelleri* × *X. fraseri*. A clawed prehallux is typical for *X. fraseri* and proved to be dominant in hybrids between *X. fraseri* and several other *Xenopus* species, which lack an armed prehallux.

BIBLIOGRAPHIE

BLACKLER, A. W. 1970. *The integrity of the reproductive cell line in the Amphibia.* Pp. 57-87 in: Current Topics in Developmental Biology; A. Moscona, A. Monroy, editors. Academic Press, New York.

CASTRO-SIERRA, E. and S. OHNO. 1968. *Allelic inhibition at the autosomally inherited gene locus for liver alcohol dehydrogenase in chicken-quail hybrids.* Biochem. Genet. 1: 323-335.

JOHNSON, K. E. and V. M. CHAPMAN. 1971. *Expression of paternal genes during embryogenesis in the viable hybrid amphibian embryo Rana pipiens × Rana palustris. Electrophoretic analysis of five enzyme systems.* J. Exp. Zool. 178: 313-318.

MIKAMO, K. 1961. *Overripeness of the egg in Xenopus laevis Daudin.* cité dans: Witschi, E. and R. Laguens. 1963. Dev. Biol. 7: 605-616.

Nieukoop, P. D. and J. Faber. 1967. *Normal table of Xenopus laevis (Daudin).* North Holland Publishing Co., Amsterdam.

Ohno, S. 1969. *The preferential activation of maternally derived alleles in development of interspecific hybrids.* Wistar Inst. Symp. Monograph No. 9: 137-150.

Whitt, G. S., P. L. Cho and W. F. Childers. 1972. *Preferential inhibition of allelic isoenzyme synthesis in an interspecific Sunfish hybrid.* J. Exp. Zool. 179: 271-282.

Wright, D. A. and S. Subtelny. 1971. *Nucleolar and cytoplasmic contributions to dehydrogenase phenotypes in hybrid frog embryos.* Dev. Biol. 24: 119-140

N° 46. **P. Lüps, A. Neuenschwander** und **A. Wandeler.** — Gebissentwicklung und Gebissanomalien bei Füchsen (*Vulpes vulpes* L.) aus dem schweizerischen Mittelland.

(Mit 3 Textabbildungen und 1 Tafel)

Naturhistorisches Museum Bern und Vet. bakt. Institut der Universität Bern

Im Rahmen der Tollwutprophylaxe wurden in den letzten Jahren in verschiedenen Regionen unseres Landes Reduktionen der Fuchsbestände angestrebt. Wegen der intensivierten Fuchsabschüssen durch bernische Jagdpolizeiorgane war es dem Naturhistorischen Museum Bern möglich, seine Schädelsammlung beträchtlich zu vergrössern. Dieses Material wird in eine grössere Untersuchung über den Rotfuchs miteinbezogen, wobei vorliegende Arbeit einen Überblick über Gebissentwicklung und Gebissanomalien vermitteln soll.

Die Literatur über die Entwicklung des Canidengebisses ist nicht sehr umfangreich. Berücksichtigt wird hier in erster Linie die ausführliche Arbeit von Seiferle und Meyer (1942) über den Deutschen Schäferhund, die Beschreibung der Gebissentwicklung von drei aufgezogenen Rotfüchsen von Linhart (1968) und die an Silberfüchsen gewonnenen Daten von Gauss (1939).

Gebiss- und Zahnanomalien wurden verschiedentlich systematisch beschrieben. Aus neuerer Zeit stammen Arbeiten über Wildhunde von Boessneck (1955), Mohr (1961), Fleischer (1967) u.a., über solche bei Füchsen berichten Rantanen und Pulliainen (1970), Boessneck (1955) und Reinwaldt (1962). Inwieweit Abnormitäten als Begleiterscheinungen der Domestikation zu werten sind, wird von vielen Autoren (Agduhr 1921, Hauck 1926, Meyer 1941, Mooser 1958 u.a.) diskutiert.